双眼视差的神经机制与知觉学习效应

王葛彤[1，2] 席洁[1，2] 陈霓虹[3，4] 黄昌兵[1，2]

（[1]中国科学院心理研究所行为科学重点实验室，北京，100101）

（[2]中国科学院大学心理学系，北京，100049）

（[3]清华大学心理学系）（[4]清华大学-IDG/麦戈文脑科学联合研究院，北京，100084）

摘要 双眼瞳距使得空间某物体在左右眼视网膜的成像存在微小位置差异，这种差异被称为双眼视差（binocular disparity），是立体视知觉的重要信息来源。对双眼视差的心理物理学研究始于十八世纪初，迄今已有接近两百年的历史。近年来，双眼视差研究主要集中在两方面。其一是用电生理、脑成像技术考察双眼视差在视觉背、腹侧通路的模块化表征，其脑区表征反映出视觉系统的层级式、平行式加工规律。其二是应用知觉学习范式研究双眼视差的可塑性。未来研究应综合脑成像和神经调控技术考察双眼视差的神经机制及其学习效应，包括双眼视差与多种深度线索间的信息整合和交互作用。应用方向上，可结合虚拟现实等技术优化训练范式，实现立体视力的康复和增强。

关键词 双眼视差；立体视；神经机制；知觉学习；可塑性

1 基于双眼视差的立体视知觉概述

1838 年，英国著名的物理学家 Charles Wheatstone 发明了立体镜，并首次提出双眼视差的概念。利用立体镜，可以将同一物体具有一定水平位移的两幅图像分别投射到人的两只眼睛上，双眼图像融合后可产生明显的深度感，证实了双眼视差是诱发立体视觉的有效线索（Wheatstone, 1838）。早期研究者认为，视差加工存在单眼和双眼两个阶段，大脑需要首

收稿日期：2020-03-18
通讯作者：
1 席洁，E-mail: xij@psych.ac.cn
2 陈霓虹，E-mail: nihongch@mail.tsinghua.edu.cn
* 国家重点研发计划（2018YFC0705100, 2019YFC200108）；国家自然科学基金（31470983, 31400877, 31971031, 31930053）资助。

先识别出单眼通路中物体的二维形状，随后将单眼通路中的二维形状信息进行双眼整合并提取视差，才能得到三维形状信息。二十世纪中期，Julesz（1960）使用现代计算机技术设计了随机点立体图（random-dot stereogram, RDS，图 1），这种刺激由随机点构成，不含任何二维形状信息，被试只有在整合双眼信息后才能看到由视差定义的三维形状（Julesz, 1960, 1971）。结果发现被试可从随机点立体图中提取三维形状信息，这证明了仅利用双眼视差就足以形成深度知觉。此后，RDS 成为立体视研究最重要的刺激材料。Julesz 还提出了著名的双眼图像“对应问题”（correspondence problem），即如何匹配左右眼图像的相应特征以重建三维表征。若将左右眼随机点的对比度信息取反，得到的反相关随机点立体图（anti-correlated random dot stereograms, aRDS）打破了左右眼图像的对应关系，则无法形成深度知觉（图 1）。

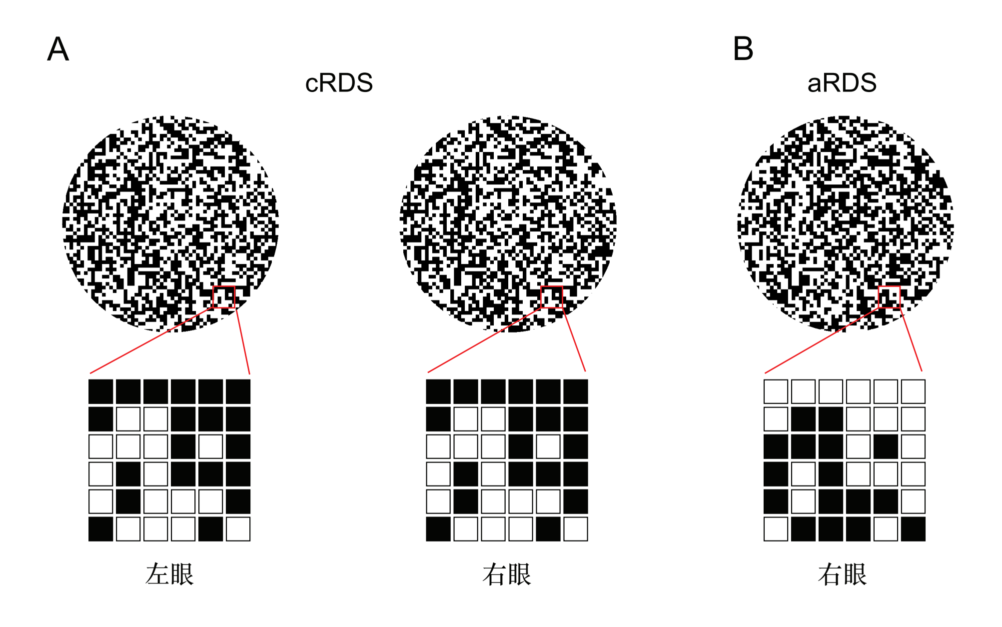


图 1. cRDS 和 aRDS 示意图。A 为相关随机点立体图（cRDS）示意图，左右眼图片对应位置对比度相同，经过双眼融合能够产生深度知觉；B 为反相关随机点立体图（aRDS）示意图，左右眼图片对应位置对比度取反，虽然 aRDS 具有视差信息，但由于打破了双眼之间的对应关系，因此无法产生深度知觉。

根据与注视点关系的不同，双眼视差可分为绝对视差（absolute disparity）和相对视差（relative disparity）（Anzai & DeAngelis, 2010; Erkelens & Collewijn, 1985; Orban, 2011;

Westheimer, 1979）。绝对视差指物体在左右眼视网膜上成像的绝对差异，表征的是物体 P 与注视点 F 之间的远近关系，视差值为 α - β（图 2A）。当发生眼动时，因为注视点移动，绝对视差也会随之变化。相对视差则是指一个物体 P_1 与另一个物体 P_2 之间绝对视差的差值 $\beta_2 - \beta_1$（图 2B）。与绝对视差不同，相对视差的大小与双眼的注视点位置无关，眼动时相对视差保持不变。类似于物体空间结构表征更依赖于相对亮度信息（即对比度，contrast），而非绝对的亮度信息（luminance），深度表征也主要依赖于相对视差而非绝对视差的计算，相对视差的阈值远低于绝对视差，大约是绝对视差的五分之一（Brookes & Stevens, 1989; Cumming & Parker, 1999; Erkelens & Collewijn, 1985; Rogers & Graham, 1982; Westheimer, 1979）。

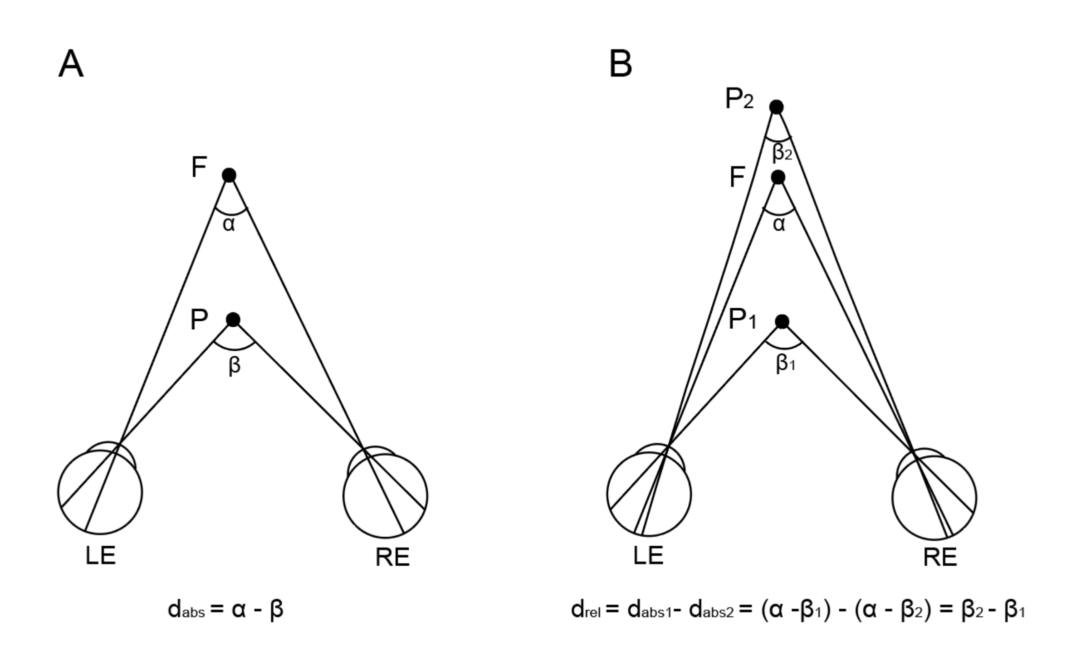


图 2. 双眼视差示意图。双眼视差是空间中某一物体 P 在左眼（LE）和右眼（RE）视网膜上成像的水平差异。A 为绝对视差示意图，F 为注视点，双眼视线在注视点 F 处夹角为α，在物体 P 处夹角为β，绝对视差d_{abs}为$(\alpha - \beta)$，其大小与注视点 F 的位置有关；B 为相对视差示意图，F 为注视点，双眼视线在注视点 F 处夹角为α，在物体 P_1 和 P_2 处夹角分别为β_1和β_2，两物体之间的相对视差d_{rel}等于两者绝对视差的差值，其值为$(\beta_2 - \beta_1)$，其大小与注视点 F 的位置无关。

基于三维空间中物体与注视点间的相对位置，双眼视差可分为交叉视差（crossed disparity）和非交叉视差（uncrossed disparity）。如图 2B 所示，当我们注视空间中的一个点 F 时，注视点 F 落在视网膜的中央凹处，其双眼视差为零。此时，相对于注视点 F 而言，近处物体 P_1 在两眼之间的视差称为交叉视差（近视差），其值为 $\alpha - \beta_1$；远处物体 P_2 在两眼之间的视差称为非交叉视差（远视差），其值为 $\alpha - \beta_2$。

按照深度结构，视差可分为零阶视差（zero-order disparity）、一阶视差（first-order disparity）和二阶视差（second-order disparity）（图 3）。绝对视差可以形成零阶视差，表征某一表面相对于注视点的距离（深度），可以定性描述远近和定量描述距离。相对视差可以形成一阶视差和二阶视差，一阶视差具有线性的视差梯度，由斜率（tilt）和截距（slant）两个参数分别描述倾斜角度和斜面距离，可以表征三维朝向（orientation）。二阶视差具有曲率的视差梯度，由朝向（orientation）、远近（sign）和弯曲度（degree of curvature）三个参数定义。因此，零阶视差形成三维平面，一阶视差形成三维斜面，而二阶视差形成三维曲面（Anzai & DeAngelis, 2010; Janssen et al., 2000b; Orban, 2011）。

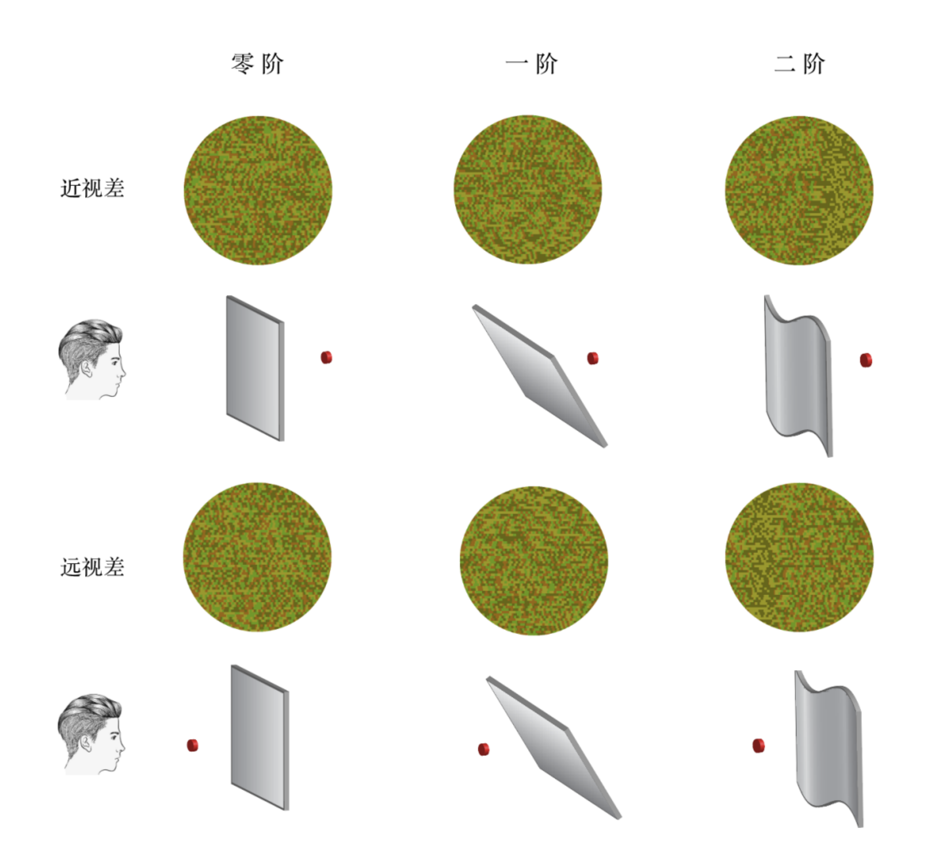


图 3. 零阶、一阶和二阶视差 RDS 刺激示意图。佩戴红绿眼镜观看每幅红绿图像，可形成图下方对应的深度知觉。零阶视差表征物体与注视点之间的远近关系，一阶视差形成具有视差梯度的三维斜面，二阶视差形成的则是具有视差梯度和曲率的三维形状。立体示意图中红色圆点代表注视点。

根据视差的大小，可以将立体视分为精细立体视和粗略立体视。当视差小于 20 ～ 30 弧分（arcminutes, arcmin）时，双眼图像融合产生单一图像，此时双眼视差形成的立体视被称为精细立体视（fine stereopsis），能提供较高分辨的三维信息（Panum, 1940）。当视差过大，双眼图像无法融合时会产生复视。人们通常感觉不到明显复视，这是因为双眼辐辏（binocular convergence）能迅速降低注视点附近的绝对视差，使得视差保持在双眼融合的范围内。实际上，复视也可提供稳定的深度知觉，这种立体视被称为粗略立体视（coarse stereopsis）（Helmholtz, 1909; Ogle, 1952）。粗略立体视只提供远近信息，不能精确计算视差的大小，一般情况下作为精细立体视的备份系统，其意义主要体现在以下三方面：其一，当双眼视差过大产生复视，或看到的图像因为明暗度或对比度不同而无法融合时，为视觉系

统提供粗略的深度信息。其二，在精细立体视系统发育成熟前，和单眼线索一起为婴幼儿的视觉系统提供粗略深度信息。粗略立体视大约 4 岁前即可达到成人水平，而对精细立体视的加工受限于未成熟的空间频率/对比度加工和反应能力，直到学龄期还和成人存在显著差异（Chino et al., 1997; Ciner et al., 1989; Cooper et al., 1979; Fox et al., 1986; Giaschi et al., 2013; Leat et al., 2001; Maruko et al., 2008; Romano et al., 1975; Simons, 1981; Tomac & Altay, 2000）。其三，为精细立体视受损人群提供粗略的深度信息。发育越早的大脑结构和功能越不容易受到损害，因此即使是立体视异常或立体视盲的患者，也可能保留了感知粗略深度信息的能力。需要指出的是，临床常用的立体视测验，如 Rand Dot Stereotest ™（Alexander, 1979），Frisby（Sasieni, 1978）等只能用于测量精细立体视阈值，以往实验室研究使用的刺激也大多属于精细立体视范围，而 Titmus（Feinberg & Reuel, 1961）中的苍蝇图部分、蝴蝶立体视检测图（Butterfly stereotest, https://www.stereooptical.com/ products/stereotests-color-tests/butterfly/）（Chopin et al., 2019）和我国颜少明（2016）研发的《立体视觉检查图（第 3 版）》等测试包括了粗略立体视检测。此外，Lang 氏水平双笔测试可用于粗略立体视的检查（Nongpiur & Sharma, 2010）。

2 双眼视差的心理物理学研究

双眼视差的研究常使用心理物理学、电生理、脑成像等方法，不同研究方法所得结果相辅相成，形成关于立体视加工机制的理论框架。早期双眼视差的心理物理学研究得出了一些重要假设和结论。

上文提到，Julesz（1960）利用计算机生成 RDS，发现仅由双眼视差即可诱发立体视知觉，并提出了“对应问题”。随后，Julesz（1971, 1978, 1986）提出局部立体视（local stereopsis）和整体立体视（global stereopsis）的概念：RDS 所诱导的立体视为整体立体视，需要大脑评估左右眼各随机点间所有可能匹配后，去除错误配对，保留正确配对信息；而传统立体视则

被称为局部立体视，这类立体视刺激具有轮廓，纹理和阴影等单眼线索。Julesz（1978）认为，立体视觉存在精细的/整体的和粗略的/局部的两个独立的加工过程（也见 侯川，1995）。Poggio 等人（1985）的单细胞实验支持了这种假说，发现 V1 和 V2 皮层中存在分别对局部立体视信息和整体立体视信息响应的神经元。

另一种关于双眼视差的重要假设是 Richards（1970, 1971）提出的，他通过对被试进行立体视检测，发现约 1/3 的被试对近视差或远视差中的一种不敏感，从而提出可能存在两种分离的机制分别加工远、近视差。有研究发现，相对于远视差，被试在辨认近视差刺激时需要的刺激呈现时间更短（Finlay et al., 1989; Manning et al., 1987）。该假说得到了电生理（Cumming & Parker, 1999; Poggio et al., 1988）和脑成像研究（Goncalves et al., 2015）的支持。也有研究者认为，这种分离可能与测试方法有关，当刺激呈现时间延长，立体视异常患者对随机点立体图相对于注视点的远近都可以识别，因此研究者认为立体视异常现象的存在并非是患者缺少某种视差的检测机制，而是由于大脑对远、近视差加工的时间进程存在差异（Patterson & Fox, 1984），但这种假设并未获得广泛认同。

立体视的形成包括检测视差信息和获得深度感知两个阶段（侯川，1995; Marr, 1982），因此除双眼视差外，其他因素也可能影响立体视知觉。如 Bradshaw 和 Glennerster（2006）发现，被试的立体视知觉阈限与刺激呈现距离之间呈负相关，当刺激在近处呈现时，被试的知觉阈限更高。也有许多研究表明，立体视阈值不受刺激呈现距离的影响（Jameson & Hurvich, 1959; Ogle, 1958; Wong et al. 2002），因此这一结论依然存在争议，而这种争议可能是由于不同研究刺激呈现距离和刺激类型的设置造成的。

综上，早期心理物理学研究为双眼视差加工机制提供了合理的模型假设，但不同研究之间因实验条件的差异，往往得出不同甚至相反的结论。要验证心理物理学研究所得模型的

合理性，一方面要通过重复实验对结论进行检验和修正，另一方面也需要来自电生理和脑成像研究结果的佐证，从而建立完整的理论框架。

3 双眼视差的电生理研究

3.1 早期视皮层

双眼视差神经机制的研究始于 Barlow 等人以猫为研究对象的单细胞记录实验（Barlow et al., 1967; Nikara et al. , 1968）。他们发现，猫的初级视皮层（17 区）存在对视差敏感的神经元。随后，研究者在猴初级视皮层（V1）也发现了编码双眼视差信息的神经元（Poggio & Fischer, 1977; Poggio et al., 1988）。V1 区受损可显著损害猴立体视锐度（Cowey & Wilkinson, 1991; Nienborg & Cumming, 2006），表明 V1 在视差信息加工中的重要作用。

V1 是双眼信息融合的第一站，Hubel 和 Wiese（1962）将 V1 神经元分为简单细胞（simple-cell）和复杂细胞（complex-cell）。Ohzawa 等人（1990）提出的经典视差能量模型认为 V1 的部分复杂细胞可通过整合简单细胞的输入，检测双眼视差。该模型可用于解释猫（Ohzawa et al., 1997）、猴（Cumming & Parker, 1997）和鼠（Scholl et al., 2013）V1 对视差的选择性，也能解释部分人类的心理物理实验数据（Neri et al., 1999; Tanabe et al., 2008）。随后，Haefner 和 Cumming（2008）提出了广义的视差能量模型，改进后的模型有效解释了初级视皮层对反相关随机点立体图形刺激的响应及神经元的适应性。

V1 主要编码绝对视差，而非相对视差（Cumming & Parker, 1999）。Cumming 和 Parker（1997）对比了猴观看 RDS 和 aRDS 时 V1 区域神经元的激活模式，发现 V1 神经元对 aRDS 与 RDS 的激活模式相似。视觉系统形成深度知觉需解决“对应问题”，对比度相反的 aRDS 刺激无法诱发深度知觉。V1 的神经活动与深度知觉的分离意味着“对应问题”在 V1 并未得到解决（Tanabe et al., 2008）。

视差信息在次级视皮层 V2 得到了进一步加工。V2 对绝对视差和相对视差均产生响应（Thomas et al., 2002），主要集中在具有深度差异的边界（相对视差），其反应与感受野位置相关，并具朝向选择性（Bredfeldt & Cumming, 2006; Von Der Heydt et al., 2000）。与 V1 相似，V2 受损也会显著损害立体视锐度（Cowey & Wilkinson, 1991），而且 V2 的神经元激活与深度辨别任务表现存在显著相关（Nienborg & Cumming, 2006）。具有近视差或远视差选择性的神经元在 V2 区分别形成功能柱（Chen et al., 2008），但 V2 仍未能解决视差加工的"对应问题"（Allouni et al., 2005）。总体而言，V1 和 V2 对视差信息进行了初步表征，最终形成深度知觉还需要视觉通路中高级脑区的进一步加工。

3.2 腹侧通路

视觉信息在大脑皮层内沿着两条分离的通路进行加工，一条为腹侧通路，也被称为"what"通路，由 V1 经 V2 到达 V4 和颞下回（inferior temporal cortex，IT）等区域，主要负责客体识别，对物体的形状和颜色敏感（DiCarlo et al., 2013; Goodale & Milner, 1992）。

V4 是腹侧通路的中级区域，它接收 V1、V2 等早期视觉区域的信号输入。研究显示，具有近视差或远视差选择性的神经元在 V4 形成功能柱（Watanabe et al., 2002）。V4 神经元对相对视差的选择性反应较早期视皮层更强，Umeda 等人（2007）使用由中央圆盘和外周圆环组成的 RDS 作为刺激，发现当外周圆环视差改变时，V4 神经元对中央圆盘视差的调谐曲线发生平移，且平移幅度较 V2 区域的神经元更大。脑损伤研究显示，包含 V4 的纹外皮层受损影响了猴对相对视差的判断（Cowey & Porter, 1979）。值得一提的是，立体视知觉的"对应问题"在 V4 开始得到解决：V4 的大部分神经元对 aRDS 的反应弱于对比度相关的随机点图（correlated RDS，cRDS）（Tanabe et al., 2004）。V4 不仅对零阶视差有特异性反应，还可编码一阶甚至二阶视差。电生理研究显示，猴 V4 神经元对三维空间中平面的倾斜方向（一阶视差）有特异性反应，该反应在绝对视差和刺激呈现位置发生变化时仍保持稳定

（Hinkle & Connor, 2002）。V4 神经元对凸曲面或凹曲面（二阶视差）刺激也存在选择性反应，但这种反应受绝对视差的调控（Hegdé & Van Essen, 2005）。这一结果表明 V4 开始表征一阶和二阶视差，但尚未实现对三维客体的恒常性表征。

进一步地，双眼视差信息传递至颞叶参与复杂客体识别。TEO（temporal–occipital area）和 TE（the superior temporal sulcus，颞上沟）位于下颞叶后侧，是腹侧通路负责客体加工的高级脑区（Janssen et al., 1999, 2000a）。研究显示，TE 区神经元活动与猴相对视差辨别行为高度相关（Uka et al., 2005）；切除 TEO 导致二阶视差的立体视任务表现受损（Cowey & Porter, 1979），立体视锐度显著下降（Cowey & Wilkinson, 1991）。TE 区神经元仅对 cRDS 响应，而对 aRDS 不响应（Janssen et al., 2003），这说明立体视知觉的“对应问题”在 TE 区得到完全解决。

TE 区神经元对三维曲面具有选择性反应，并且在绝对视差变化时仍保持对相对视差的选择性（Janssen et al., 1999; Uka et al., 2000）。TE 区神经元能精细表征物体的深度差异，对局部曲面的凹凸非常敏感（Janssen et al., 2000b; Yamane et al., 2008），而这些局部曲面是构成现实世界中复杂三维形状的基础。除了双眼视差信息以外，TE 区还可结合形状、纹理、阴影等单眼深度线索共同表征三维形状（Liu et al., 2004; Sereno et al., 2002; Tanaka et al., 2001; Yamane et al., 2008）。以上发现表明双眼视差与其他视觉形态信息在腹侧通路高级区域得到整合，最终实现三维空间的客体识别。

3.3 背侧通路

视觉系统的另一通路为背侧通路，也被称为“where”通路。它从 V1 经 V2 到达 V3A、V5/MT（middle temporal area，颞中回）、V7、MST（middle superior temporal area，内上颞叶）等区域，最终传递至顶内沟（intraparietal sulcus, IPS）。双眼视差同样在这些区域得到

表征和加工，最终实现三维空间中的距离估计、客体追踪、物体操纵、肢体运动和眼动控制等功能（Verhoef et al., 2016）。

V3A 是背侧通路的早期脑区，对绝对视差信息进一步加工。Anzai 等人（2011）以中央-外周 RDS 作为刺激，通过改变中央圆盘和外周圆环的视差，记录 V3A 区域神经元对绝对视差和相对视差刺激的调谐曲线，结果发现 V3A 对视差的敏感性与其他初级和中级视皮层无显著差异，主要对绝对视差进行编码。

MT/V5 区接收多个上游脑区（如 V1、V2、V3、V3A）的信号，其中主要的信息输入来自 V1（Born & Bradley, 2005）。Uka 和 DeAngelis（2006）对猴 MT 区神经元施加微电流刺激，发现微电流刺激仅影响绝对视差深度辨别任务的表现，而不影响相对视差深度辨别任务成绩，这表明 MT 脑区仍然主要负责编码绝对而非相对视差。MT 脑区中，视差选择性偏好一致的神经元以功能柱形式聚合分布（DeAngelis & Newsome, 1999）。也有研究发现，MT 神经元能够对三维空间中平面的倾斜方向（一阶视差）进行编码，且独立于刺激的平均深度（绝对视差）（Nguyenkim & DeAngelis, 2003），这一现象又表明 MT 区对相对视差也具有一定的选择性。但是，MT 区神经元对 aRDS 和 cRDS 刺激均能响应，说明 MT 未能解决“对应问题”（Dodd et al., 2001）。

MST 接受来自 MT 的信号。MST 区域中超过 90%的神经元对双眼视差敏感，而在这些对视差敏感的神经细胞中，95%为近视差或远视差神经元。由于该研究使用的视差刺激范围（1 ～ 3°）超过了精细立体视范围，表明该区域更适用于处理粗略而非精细立体视（Roy et al., 1992）。此外，MST 区域神经元活动还与眼动存在相关，MST 区域神经元仍然对 cRDS 和 aRDS 均产生响应，表明“对应问题”在 MST 区仍未得到解决（Takemura et al., 2001）。

IPS 是背侧通路的高级区域，对物体的三维形状、二维形状以及空间位置均具有选择性。IPS 可以分为几个主要的亚区域，其中 MIP（medial intraparietal area，顶内沟内侧区）与伸

手动作有关（Andersen & Buneo, 2002; Snyder et al., 1997），AIP（anterior intraparietal area，顶内沟前部）（Gallese et al., 1994; Sakata et al., 1995; Taira et al., 1990）和 CIP（caudal intraparietal area，顶内沟后部）（Grefkes & Fink, 2005；Sakata, 2003）负责抓握运动，而 LIP（lateral intraparietal area，顶内沟外侧区）与眼动有关（Grefkes & Fink, 2005）。在三维世界中，这些亚区域功能的实现都需要结合双眼视差计算。目前针对 IPS 各亚区域和双眼视差关系的研究有限，有研究发现 CIP 神经元对双眼视差定义的三维表面的倾斜方向（Tsutsui et al., 2001）和三维曲面都具有选择性反应（Katsuyama et al., 2010）。AIP 对一阶视差和二阶视差的选择性反应不受绝对视差影响，大多数神经元在视觉刺激出现 70ms 后就能对三维曲面做出选择性反应，而 TE 在 130ms 后才能做出反应，说明背侧通路相对于腹侧通路对双眼视差的表征具有快速性、度量性（metric）和粗略性（coarse）的特点（Srivastava et al., 2009）。

4 双眼视差的脑成像研究

电生理研究可精细描述神经元水平的神经活动，但无法在全局尺度考察多个脑区活动。相较而言，fMRI（functional magnetic resonance imaging，功能性磁共振成像）更适于研究脑功能区水平的反应模式。Tsao 等人（2003）使用 fMRI 对比人和猴对双眼视差的神经表征，发现由视差信息定义的棋盘格刺激激活了猴 V3、V3A 和 CIPS（caudal intraparietal sulcus，顶内沟后部）区,激活了人 V3A、V7、V4d-topo 和部分顶叶后侧区域。其中 V3A 在两个物种均有显著激活。有研究认为 V3A 激活可能与双眼视差表征密切相关（Backus et al., 2001），具体而言，皮层反应强度受视差大小的调控：绝对视差为 0 ～ 15 arcmin 时，皮层激活水平随视差增大而增强；绝对视差大于 30 arcmin 时，随着视差的增大，皮层激活水平降低；这些变化与视差知觉阈限相关。上述趋势从 V1 到纹外皮层逐渐增强，在 V3A 区的反应调控最为显著。

灵长类电生理研究发现背侧通路的低级和中级脑区对绝对视差更敏感，这一现象也得到一系列人类 fMRI 研究的证实。Neri 等人（2004）使用 fMRI 适应范式考察与绝对视差和相对视差加工相关的脑区发现，背侧通路的低级和中级脑区（V3A、V7 和 MT+）仅对绝对视差表现出适应性，表明这些区域更多依赖绝对视差信息。背侧通路的高级脑区 IPS 可编码相对视差（Katsuyama et al., 2010; Murata et al., 2000; Tsutsui et al., 2001）。

一些 fMRI 研究发现 V3A 对相对视差也具有选择性反应（Cottereau et al., 2011; Georgieva et al., 2009; Tsao et al., 2003）。一个可能的原因是 V3A 对图像-背景分割信息有选择性反应。研究显示，由错觉轮廓定义的图形和由视差定义的图形在 V3A 的激活区域存在很大的重叠（Mendola et al., 1999）。相对视差形成的深度平面引发了对图形边界的知觉，这与单眼信息中轮廓定义的图形边界相似，因而激活了 V3A（Anzai et al., 2011）。

背侧通路不同脑区对平面（零阶视差）、斜面（一阶视差）、曲面（二阶视差）和三维结构（包含一阶和二阶视差信息）有不同的选择性表征。Georgieva 等人（2009）在实验中使用了具有二阶曲面的三维物体，发现二阶视差引起视觉区域的广泛激活，包括 V3A、V3B 和 V3 等枕叶区域，IPS 的各个子区域，和 ITG（inferior temporal gyrus，颞下回）等脑区。Durand 等人（2007，2009）对比人和猴顶叶脑区对三维客体的激活情况。他们发现对三维结构和三维平面刺激均产生激活的脑区有猴 CIP、MIP 和 PIP 区，前者对应于人 VIPS（ventral IPS region，顶内沟腹侧）。仅对三维结构刺激敏感的脑区为猴 AIP 和 LIP 的部分区域，分别对应于人 DIPSA（dorsal IPS anterior region，背侧顶内沟前部）和 DIPSM（dorsal IPS medial region，背侧顶内沟内侧区域）。

相对而言，背侧通路对绝对视差更敏感以指导运动，而腹侧通路对相对视差更敏感以指导客体识别（Verhoef et al., 2016）。Chang 等人（2014）利用 rTMS（repetitive transcranial magnetic stimulation）技术，发现在立体视加工过程中，抑制腹侧通路的 LOC（lateral occipital

cortex，外侧枕叶）会导致精细辨别任务成绩显著下降，证明 LOC 负责相对视差的精细辨别。但也有脑成像研究发现腹侧通路的 hV4 和 V8 对绝对视差和相对视差均表现出较强的适应性，表明腹侧通路可同时对绝对视差和相对视差进行加工（Neri et al., 2004）。

高场强磁共振技术的发展有利于在更高空间分辨率和信噪比的条件下考察双眼视差神经机制。绝对视差的 7T fMRI 研究结果显示，人类背侧视皮层具有专门处理视差信息的组织结构（Goncalves et al., 2015）。具体而言，对视差有相似偏好的神经元以功能柱形式聚集分布,且单个体素调谐曲线的宽度与其偏好的视差大小之间存在正相关。另一项 7T fMRI 研究系统解释了颜色和双眼视差在人类视皮层的编码模式（Tootell & Nasr, 2017）：V2 和 V3 区存在位置分离的颜色功能柱和双眼视差功能柱；位于背侧通路起点的 V3A 区不存在颜色功能柱，主要加工视差信息；位于腹侧通路的 V4 区同时存在分离的颜色和双眼视差偏好功能柱；相较于 V2，具有颜色或视差选择性的神经元在 V4 形成了更大范围聚集。

上述电生理和脑成像研究结果显示，双眼视差的加工机制有其普适性和特殊性。普适性在于，特定区域对视差的激活和刺激本身的物理特性具有函数关系，视差信息由低级到高级皮层逐级递进式加工。特殊性在于，大脑中并不存在“负责”立体视加工的单一通路；相较其他视觉特征而言，视觉皮层对视差的激活广泛分布于从初级视皮层到腹侧和背侧通路的各级脑区，最终实现客体识别和运动指导两大目标。图 4 综合电生理和脑成像的研究结果，展示了双眼视差信息在人和猴大脑皮层中的加工过程。

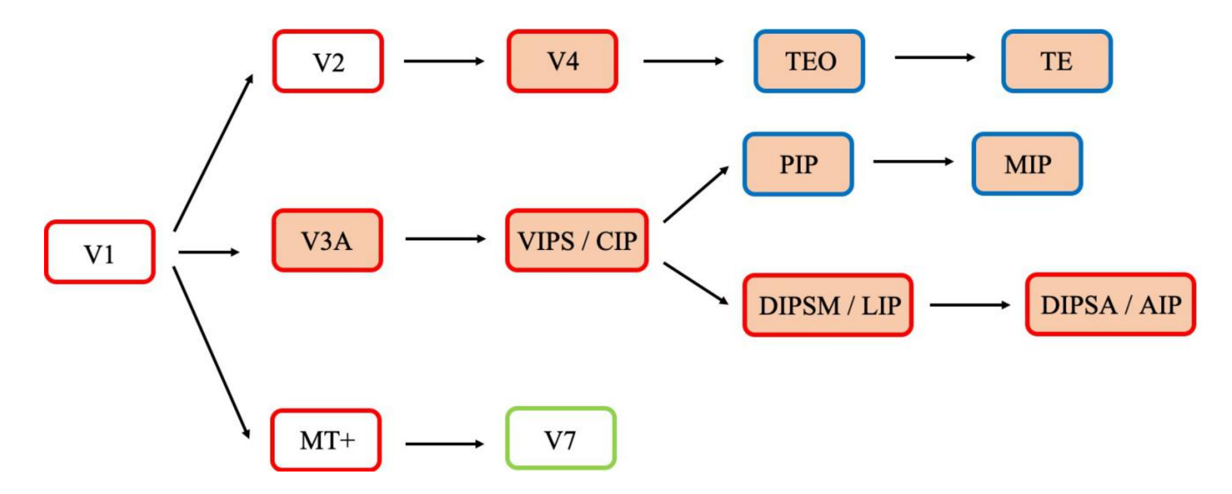


图 4. 双眼视差的神经表征。箭头表示信息传递方向。图中白底标示脑区主要加工绝对视差，橙底标示脑区主要加工相对视差。绿框标示现有研究发现的人类大脑皮层激活区域，蓝框标示现有研究发现的猴大脑皮层激活区域，红框标示人和猴共有的激活区域。MT+：middle temporal complex，颞中回；VIPS：ventral IPS area，顶内沟腹侧区；CIP：caudal intraparietal area，顶内沟后部；DIPSM：the dorsal IPS medial area，背侧顶内沟外侧区域；LIP：lateral intraparietal area，顶内沟外侧区；DIPSA：the dorsal IPS anterior area，背侧顶内沟前部；AIP：anterior intraparietal area，顶内沟前部；PIP：posterior intraparietal area，顶内沟后侧区；MIP：medial intraparietal area，顶内沟内侧区；TE：the superior temporal sulcus，颞上沟；TEO：temporal–occipital area。

5 双眼视差与知觉学习

5.1 双眼视差的知觉学习研究

知觉学习指知觉能力通过训练得到改善的现象（Lu et al., 2011）。这种能力改善被认为反映出编码特定视觉特征的神经元群的活动改变（Tsodyks & Gilbert, 2004）。由于视差加工在视觉皮层的广泛性分布和递进性加工特点，不同类型刺激和任务的学习可能伴随相应皮层位点的改变，这为我们理解双眼视差加工的神经机制提供了有力手段。Julesz（1971）最早发现，反复观看随机点立体图能够显著缩短从中获得深度知觉所需的时间，随后的研究也支持了这一结论（Frisby & Clatworthy, 1975; Ramachandran, 1976; Ramachandran & Braddick, 1973）。除缩短反应时间外，知觉学习还可以降低基于双眼视差的立体视知觉阈限，未经训

练的被试对相对视差的分辨阈值在 30 弧秒附近，训练后可降低到约 4 ～ 8 弧秒（Fendick & Westheimer, 1983; Gantz et al., 2007; Schmitt et al., 2002; Wilcox & Allison, 2009）。

一些研究通过知觉学习的特异性推测双眼视差加工的神经位点。一些研究发现双眼视差知觉学习具有视网膜位置特异性（Ramachandran, 1976; O'Toole & Kersten, 1992）、朝向特异性（Ramachandran & Braddick, 1973）和空间频率特异性（Long, 1982），表现为学习效应无法迁移至非训练位置和非训练刺激特征。这些学习效果的特异性使得研究者认为双眼视差的知觉学习可能发生在初级视皮层。然而，Sowden 等人（1996）令被试判断左右两个具有零阶视差的正方形平面的相对远近，发现双眼视差知觉学习具有视网膜位置的迁移性，并认为此前发现的特异性可能是由空间选择性注意机制导致的。

不同知觉学习实验为何产生不一致的迁移效应？如前文所述，不同类型的视差编码发生在视觉加工不同层级，这些脑区的神经元编码特性差异很可能解释行为迁移性的差异。例如，一些研究中被试观看零阶视差平面（Long, 1982; Ramachandran & Braddick, 1973），或判断零阶视差平面的形状（O'Toole & Kersten, 1992; Ramachandran, 1976）。这类刺激属于绝对视差加工，其表征位于视觉通路早期，初级视皮层就对绝对视差刺激具有选择性反应（Cumming & Parker, 1999），因此初级视皮层神经元对外部刺激的反应特性可能影响到绝对视差的加工，使得绝对视差的知觉学习具有特异性。而 Sowden 等人（1996）的研究使用相对视差任务，要求被试判断两个零阶视差平面的相对深度位置。相对视差的加工晚于绝对视差，早期视皮层对相对视差几乎不存在选择性激活（Cumming & Parker, 1999），其加工主要位于视觉通路的中高级脑区。特别是二阶视差的计算直到腹侧和背侧通路的末端才能完成。这些高级脑区的感受野更大，对刺激的空间位置不敏感，由其主导的相对视差学习可能具有迁移性。因此，前期研究中关于立体视知觉学习迁移性的不同结论很可能源于不同类别

的视差加工。后续研究应进一步比较各类刺激和任务引发的学习效应，以全面深入地理解立体视的神经机制与皮层可塑性。

5.2 双眼视差知觉学习的应用

立体视的恢复和提高有重要的意义。一方面，根据不同研究者的判断标准，立体视异常（stereo anomalous）或立体视盲（stereo blindness）在正常人群中的比例高达 3% ～ 40%（Bohr & Read, 2013; Hess et al., 2015; Richards, 1970, 1971; Wright & Kelly, 1992），另外视觉发育过程中的任何不利因素，如斜视、屈光参差、屈光不正、视神经损伤、白内障和青光眼等也会同时引起立体视功能异常或立体视盲（Hess et al., 2010; Levi et al., 1980; McKee et al., 2003），这些患者在日常生活中存在诸多不便，他们对立体视恢复训练有迫切需求。另一方面，现代许多工作，如飞行员、外科手术医生、司机等要求具备良好的立体视功能，现代生活中越来越常见的娱乐方式，包括 VR、AR、3D 电视、电影和电子游戏等，也对立体视能力有较高要求，立体视功能直接影响到人们的日常工作和生活。

目前，双眼视差知觉学习在恢复受损立体视功能和提升特殊职业需求等应用方面已经取得了一些成果（Astle et al., 2011; Ding & Levi, 2011; Schoemann et al., 2017; Xi et al., 2014）。对立体视功能恢复的研究主要围绕弱视患者展开。例如，Astle 等人（2011）发现，立体视知觉学习可以使成年弱视患者的立体视锐度恢复至正常水平，且恢复效果可保持七个月以上；Ding 和 Levi（2011）利用正弦光栅刺激对弱视患者进行立体视训练，发现知觉学习可以显著提高被试的立体视功能；Xi 等人（2014）利用如图 5A 所示经过红绿互补处理的纹理图片作为刺激，发现训练正常和弱视被试完成双眼视差定义的深度检测任务可显著降低被试的立体视阈值（图 5B），并提高其立体视锐度和视力，这种改善可以维持至少 5 个月。Hess 等人（2010）分别在弱视被试左右眼呈现动态随机点图（random dot kinematograms，RDK）的信号和噪音部分，在阈值附近进行运动方向一致性判断任务的训练，结果显著提高了弱视

被试的双眼融合功能，进而提高了立体视锐度。研究者进一步将这种训练方式转化为俄罗斯方块游戏，在 iPod 上实现了与实验室训练同样显著的知觉学习效果（Hess et al., 2012）。有研究者还将以随机点立体图为刺激的立体视训练程序转化为电脑游戏的形式，对已接受过传统治疗的弱视患者进行训练，结果发现该游戏能够有效提高患者的立体视锐度（Portela-Camino et al., 2018）。

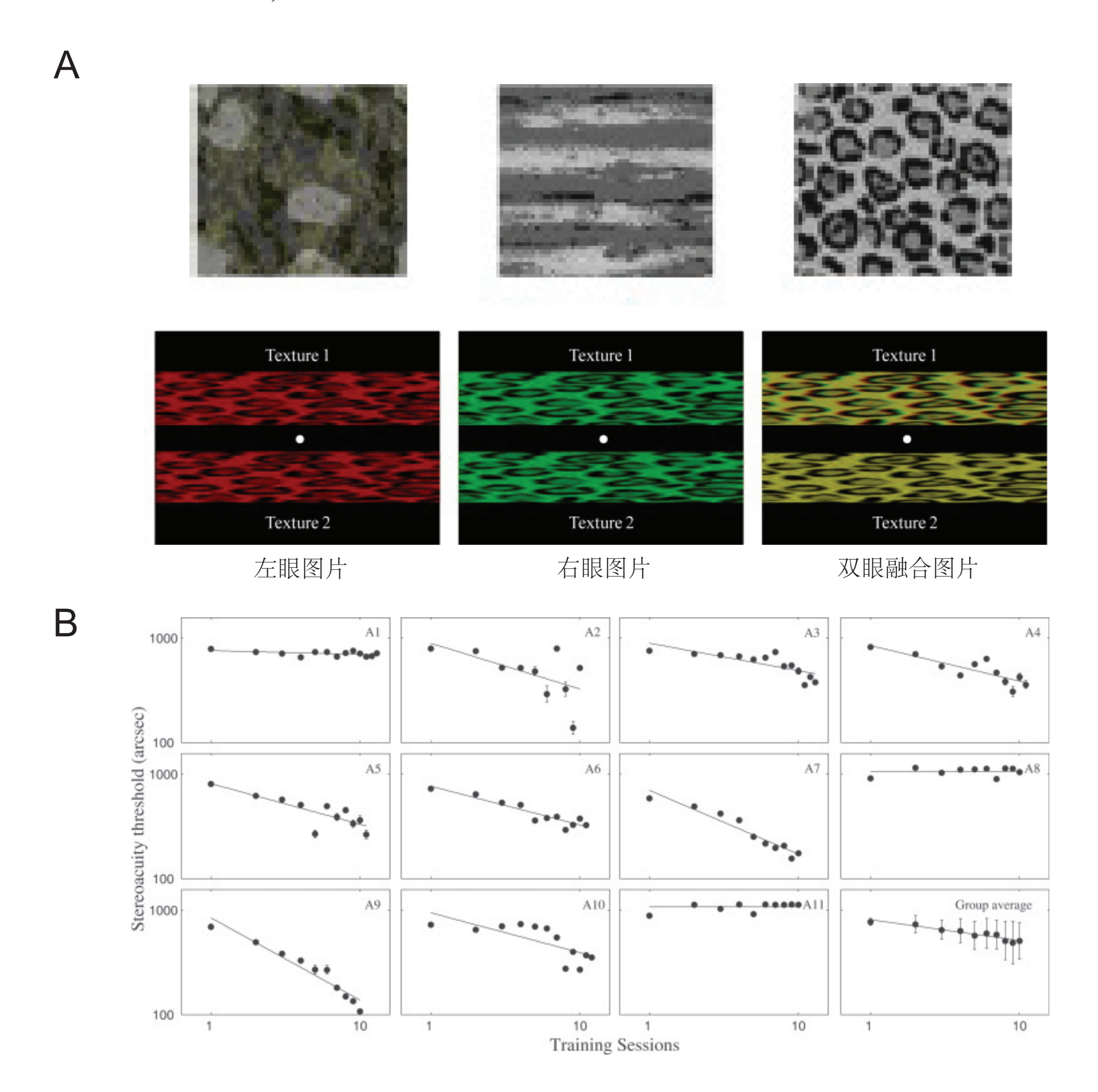


图 5. 立体视训练(Xi et al., 2014)。A 为训练使用的刺激，第一行为刺激的三种纹理，第二行以其中一种纹理图案为例，从左至右依次为刺激的左眼、右眼及双眼融合后图片，被试在实验中需佩戴红绿眼镜；B 为 11 名弱视被试单人及平均学习曲线，横坐标为训练次数，纵坐标为立体视阈值，研究发现训练后 11 名弱视被试中的 9 人立体视阈值显著降低。

知觉学习除用于立体视异常或立体视盲患者的立体视功能恢复外，还可用于特殊职业从业人员立体视功能的提高。足球运动员经过六周的动态立体视训练能够显著降低其反应时间，且训练效果可保持六个月以上（Schoemann et al., 2017）。

6 未来的方向和问题

立体视知觉对于身处三维世界的生物至关重要，虽然现有研究已经对立体视的神经机制和知觉学习效应进行了相对清晰的阐述，但许多问题仍待解决。在基础研究方面，虽然有研究根据双眼视差知觉学习的特性推测学习发生的神经位点（Ramachandran, 1976; O'Toole & Kersten, 1992; Ramachandran & Braddick, 1973; Long, 1982; Sowden et al., 1996），但尚未有脑成像实验直接考察视差学习的神经机制。在未来研究中，可以进一步探索不同类型双眼视差的知觉学习特性，并结合脑成像（fMRI）和神经调控（tDCS、TMS）等多种技术，探究立体视知觉学习的神经机制。此外，双眼视差虽被认为是最重要的深度线索之一，但在日常生活中我们很少单独利用视差信息，而是整合多种线索进行深度判断。了解不同深度线索对双眼视差作用的影响，探究多种深度线索之间信息整合和交互作用的神经机制，对于了解双眼视差和深度知觉具有重要意义。fMRI 研究显示，V3B/KO 区域在双眼视差和运动两种深度线索的融合(Ban et al., 2012)，以及双眼视差和阴影两种线索融合中起重要作用（DöVencioğlu et al., 2013）。但除上述线索外，透视、眼睛调节、双眼辅合等均为深度知觉的重要线索，且其与视差之间的交互作用机制尚未明确，仍需要进一步研究。

在实际应用方面，随着多媒体交互时代的到来，立体视研究具备广阔的应用空间。未来可以结合新的 VR 技术进展，考虑更具趣味性的互动形式，研究最优的训练范式、任务、刺激、强度和强度分配等，实现特殊人群的立体视力有效康复和正常人群的立体视力增强。但是，在明确 VR 技术对人视觉功能的影响前，对基于此类技术的立体视训练的推广应持谨慎态度。一方面，与日常生活中的视觉体验不同，VR 技术主要基于双眼视差线索实现深度

感知而缺少其他深度线索，长时间使用可能对视觉功能产生负面影响。有研究发现由于单眼肌肉调节（accommodation）和双眼辅合线索（convergence）之间存在冲突，长时间观看运动立体视图像（stereoscopic motion images）会诱发视疲劳（Ukai & Howarth, 2008）。这是因为在观看立体图像时视线聚焦在屏幕的位置，但双眼视线间的夹角会随着视差的改变快速变化，因而单眼肌肉调节和双眼辅合线索之间出现分离，从而引起视疲劳。另一方面，造成立体视缺陷的原因是多样的，如斜视、屈光参差、屈光不正、视神经损伤、白内障和青光眼等都可能同时引起立体视功能异常或立体视盲（Hess et al. , 2010; Levi et al., 1980; McKee et al., 2003），但我们对不同类型立体视异常的内在机制尚不明晰。此外，观看运动立体图像时的视觉运动信息会与前庭觉的信息产生冲突，从而产生视觉诱发晕动症（visually induced motion sickness，VIMS），出现眩晕等症状（Howarth, 2008）。Solimini（2013）的研究表明，观看 3D 电影可能引起恶心（nausea）、定向障碍（disorientation）等症状，这种现象在视觉-前庭系统敏感的女性身上尤其明显。因此，在使用 VR 等技术时，还应重视使用者之间的个体差异。

最后，有研究显示一些基因与特定立体视行为能力和发育相关（Bosten et al., 2015; Mazziotti et al., 2017）。然而，立体视确切的进化优势、分子基础和生理意义目前还未彻底阐明，亟需在行为和脑成像测量基础上，使用全基因组关联研究（genome-wide association studies, GWAS）、基因标定等生物技术，从基因-神经-行为三个层面深入了解立体视的功能机制和生理意义。

参考文献：

侯川. (1995). 立体视觉的发生机理与检测. *中国斜视与小儿眼科杂志, 3*, 141–144.

颜少明. (2006). *立体视觉检查图（第 3 版）*. 北京：人民卫生出版社.

Alexander, J. A. (1979). A new clinical test of stereopsis: Theoretical evaluation. *The Australian Journal of*

Optometry, 62(5), 191–193.

Allouni, A. K., Thomas, O., Solomon, S. G., Krug, K., & Parker, A. (2005). Local and global binocular matching in V2 of the awake macaque (abstract). *Society for Neuroscience Abstracts*, 510. 8.

Andersen, R. A., & Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience, 25*(1), 189–220.

Anzai, A., Chowdhury, S. A., & DeAngelis, G. C. (2011). Coding of stereoscopic depth information in visual areas V3 and V3A. *The Journal of Neuroscience, 31*(28), 10270–10282.

Anzai, A., & DeAngelis, G. C. (2010). Neural computations underlying depth perception. *Current Opinion in Neurobiology, 20*(3), 367–375.

Astle, A. T., McGraw, P. V., & Webb, B. S. (2011). Recovery of stereo acuity in adults with amblyopia. *BMJ Case Reports*, 7–10.

Backus, B. T., Fleet, D. J., Parker, A. J., & Heeger, D. J. (2001). Human cortical activity correlates with stereoscopic depth perception. *Journal of Neurophysiology, 86*(4), 2054–2068.

Ban, H., Preston, T. J., Meeson, A., & Welchman, A. E. (2012). The integration of motion and disparity cues to depth in dorsal visual cortex. *Nature Neuroscience, 15*(4), 636–643.

Barlow, H. B., Blakemore, C., & Pettigrewt, J. D. (1967). The neural mechanism of binocular depth discrimination. *The Journal of Physiology, 193*(2), 327–342.

Bohr, I., & Read, J. C. (2013). Stereoacuity with Frisby and revised FD2 stereo tests. *PLoS One, 8*(12), e82999.

Born, R. T., & Bradley, D. C. (2005). Structure and function of visual area MT. *Annual Review of Neuroscience, 28*(1), 157–189.

Bosten, J. M., Goodbourn, P. T., Lawrance-Owen, A. J., Bargary, G., Hogg, R. E., & Mollon, J. D. (2015). A population study of binocular function. *Vision Research, 110*, 34–50.

Bradshaw, M. F. & Glennerster, A. (2006). Stereoscopic acuity and observation distance. *Spatial Vision, 19*, 21–36.

Bredfeldt, C. E., & Cumming, B. G. (2006). A simple account of cyclopean edge responses in macaque V2. *The Journal of Neuroscience, 26*(29), 7581–7596.

Brookes, A., & Stevens, K. A. (1989). The analogy between stereo depth and brightness. *Perception, 18*(5), 601–614.

Chang, D. F., Mevorach, C., Kourtzi, Z., & Welchman, A. (2014). Training transfers the limits on perception from parietal to ventral cortex. *Current Biology, 24*(20), 2445–2450.

Chen, G., Lu, H. D., & Roe, A. W. (2008). A map for horizontal disparity in monkey V2. *Neuron, 58*(3), 442–450.

Chino, Y. M., Smith, E. L., Hatta, S., & Cheng, H. (1997). Postnatal development of binocular disparity sensitivity in neurons of the primate visual cortex. *The Journal of Neuroscience, 17*(1), 296–307.

Chopin, A., Bavelier, D., & Levi, D. M. (2019). The prevalence and diagnosis of 'stereoblindness' in adults less than 60 years of age: A best evidence synthesis. *Ophthalmic and Physiological Optics, 39*(2), 66–85.

Ciner, E. B., Scheiman, M. M., Schanel-Klitsch, E., & Weil, L. (1989). Stereopsis testing in 18- to 35-month old children using operant preferential looking. *Optometry & Vision Science, 66*(11), 782–787.

Cooper, J., Feldman, J., & Medlin, D. (1979). Comparing stereoscopic performance of children using the Titmus, TNO, and randot stereo tests. *Journal of the American Optometric Association, 50*(7), 821–825.

Cottereau, B. R., McKee, S. P., Ales, J. M., & Norcia, A. M. (2011). Disparity-tuned population responses from human visual cortex. *The Journal of Neuroscience, 31*(3), 954–965.

Cowey, A., & Porter, J. (1979). Brain damage and global stereopsis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 204*(1157), 399–407.

Cowey, A., & Wilkinson, F. (1991). The role of the corpus callosum and extra striate visual areas in stereoacuity in macaque monkeys. *Neuropsychologia, 29*(6), 465–479.

Cumming, B. G., & Parker, A. J. (1997). Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without depth perception. *Nature, 389*(6648), 280–283.

Cumming, B. G., & Parker, A. J. (1999). Binocular neurons in V1 of awake monkeys are selective for absolute, not relative, disparity. *The Journal of Neuroscience, 19*(13), 5602–5618.

DeAngelis, G. C., & Newsome, W. T. (1999). Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT. *The Journal of Neuroscience, 19*(4), 1398–1415.

DiCarlo, J. J., Zoccolan, D., & Rust, N. C. (2013). How does the brain solve visual object recognition?. *Neuron, 73*(3), 415–434.

Ding, J., & Levi, D. M. (2011). Recovery of stereopsis through perceptual learning in human adults with abnormal binocular vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108*(37), E733–E741.

DoVencioglu, D., Ban, H., Schofield, A. J., & Welchman, A. E. (2013). Perceptual integration for qualitatively different 3D cues in the human brain. *Journal of Cognitive Neuroscience, 25*(9), 1527–1541.

Dodd, J. V., Krug, K., Cumming, B. G., & Parker, A. J. (2001). Perceptually bistable three-dimensional figures evoke high choice probabilities in cortical area MT. *The Journal of Neuroscience, 21*(13), 4809.

Durand, J. B., Nelissen, K., Joly, O., Wardak, C., Todd, J. T., Norman, J. F., . . . Orban, G. A. (2007). Anterior regions of monkey parietal cortex process visual 3D shape. *Neuron, 55*(3), 493–505.

Durand, J. B., Peeters, R., Norman, J. F., Todd, J. T., & Orban, G. A. (2009). Parietal regions processing visual 3D shape extracted from disparity. *NeuroImage, 46*(4), 1114–1126.

Erkelens, C. J., & Collewijn, H. (1985). Motion perception during dichoptic viewing of moving random-dot stereograms. *Vision Research, 25*(4), 583–588.

Feinberg, R. & Reuel, S. (1961). Device for testing visual acuity. US3011394A.

Fendick, M., & Westheimer, G. (1983). Effects of practice and the separation of test targets on foveal and peripheral stereoacuity. *Vision Research, 23*(2), 145–150.

Finlay, D. C., Manning, M. L., Dunlop, D. P., & Dewis, S. A. M. (1989). Difficulties in the definition of 'stereoscotoma' using temporal detection of thresholds of dynamic random dot stereograms. *Documenta Ophthalmologica, 72*, 161–173.

Fox, R., Patterson, R., & Francis, E. (1986). Stereoacuity in young children. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 27*(4), 598–600.

Frisby, J. P., & Clatworthy, J. L. (1975). Learning to see complex random dot stereograms. *Perception, 4*, 173–178.

Gallese, V., Murata, A., Kaseda, M., Niki, N., & Sakata, H. (1994). Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex. *Cognitive Neuroscience and Neuropsychology, 5*(12), 1525–1529.

Gantz, L., Patel, S. S., Chung, S. T. L., & Harwerth, R. S. (2007). Mechanisms of perceptual learning of depth discrimination in random dot stereograms. *Vision Research, 47*(16), 2170–2178.

Georgieva, S., Peeters, R., Kolster, H., Todd, J. T., & Orban, G. A. (2009). The processing of three-dimensional shape from disparity in the human brain. *The Journal of Neuroscience, 29*(3), 727–742.

Giaschi, D., Narasimhan, S., Solski, A., Harrison, E., & Wilcox, L. M. (2013). On the typical development of stereopsis: fine and coarse processing. *Vision Research, 89*, 65–71.

Grefkes, C., & Fink, G. R. (2010). The functional organization of the intraparietal sulcus in humans and monkeys. *Journal of Anatomy, 207, 3-17*.

Goncalves, N. R., Ban, H., Sánchez-Panchuelo, R. M., Francis, S. T., Schluppeck, D., & Welchman, A. E. (2015). 7 Tesla fMRI reveals systematic functional organization for binocular disparity in dorsal visual cortex. *The Journal of Neuroscience, 35*(7), 3056–3072.

Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neuroscience, 15*(1), 20–25.

Haefner, R. M., & Cumming, B. G. (2008). Adaptation to natural binocular disparities in primate V1 explained by a generalized energy model. *Neuron, 57*(1), 147–158.

Hegdé, J., & Van Essen, D. C. (2005). Role of primate visual area V4 in the processing of 3D shape characteristics defined by disparity. *Journal of Neurophysiology, 94*(4), 2856–2866.

Helmholtz, H. V. (1909). *Handbuch der Physiologischen Optik*. New York: Dover.

Hess, R. F., Mansouri, B., & Thompson, B. (2010). A new binocular approach to the treatment of amblyopia in adults well beyond the critical period of visual development. *Restorative Neurology and Neuroscience, 28*(6), 793–802.

Hess, R. F., Thompson, B., Black, J. M., Machara, G., Zhang, P., Bobier, W. R., & Cooperstock, J. (2012). An iPod treatment of amblyopia: An updated binocular approach. *Optometry (St. Louis, Mo.), 83*(2), 87–94.

Hess, R. F., To, L., Zhou, J., Wang, G., & Cooperstock, J. R. (2015). Stereo vision: The haves and have-nots. *i-Perception, 6*(3), 2041669515593028.

Hinkle, D. A., & Connor, C. E. (2002). Three-dimensional orientation tuning in macaque area V4. *Nature Neuroscience, 5*(7), 665–670.

Howarth, P. A. (2008). The adverse health and safety effects of viewing visual images. *Displays, 29*(2), 45–46.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology, 160*(1), 106–154.

Jameson, D., & Hurvich, L. M. (1959). Note on factors influencing the relation between stereoscopic acuity and observation distance. *Journal of the Optical Society of America, 49*, 639.

Janssen, P., Vogels, R., Liu, Y., & Orban, G. A. (2003). At least at the level of inferior temporal cortex, the stereo correspondence problem is solved. *Neuron, 37*(4), 693–701.

Janssen, P., Vogels, R., & Orban, G. A. (1999). Macaque inferior temporal neurons are selective for disparity-defined three-dimensional shapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 96*(14), 8217–8222.

Janssen, P., Vogels, R., & Orban, G. A. (2000a). Selectivity for 3D shape that reveals distinct areas within macaque inferior temporal cortex. *Science, 288*(5473), 2054.

Janssen, P., Vogels, R., & Orban, G. A. (2000b). Three-dimensional shape coding in inferior temporal cortex. *Neuron, 27*(2), 385–397.

Julesz, B. (1960). Binocular depth perception of computer-generated patterns. *Bell System Technical Journal, 39*(5), 1125–1162.

Julesz, B. (1971). *Foundations of cyclopean perception.* Boston: MIT Press.

Julesz, B. (1978). Global stereopsis: Cooperative phenomena in stereoscopic depth perception. In R. Held, H.W. Leibowitz, & H.L. Teuber (Eds) *Perception: Vol. 8: Handbook of Sensory Physiology* (pp. 215) Springer, Berlin, Heidelberg.

Julesz, B. (1986). Stereoscopic vision. *Vision Research, 26*, 1061–2012.

Katsuyama, N., Yamashita, A., Sawada, K., Naganuma, T., Sakata, H., & Taira, M. (2010). Functional and histological properties of caudal intraparietal area of macaque monkey. *Neuroscience, 167*(1), 1–10.

Leat, S. J., St Pierre, J., Hasan-Abadi, S., & Faubert, J. (2001). The moving dynamic random dot stereosize test: Development, age norms, and comparison with the frisby, randot and stereo smile tests. *Journal of Pediatric Ophthalmology & Strabismus, 38*(5), 284–294.

Levi, D. M., Harwerth, R. S., & Smith, E. L. (1980). Binocular interactions in normal and anomalous binocular

vision. *Documenta Ophthalmologica, 49*(2), 303–324.

Liu, Y., Vogels, R., & Orban, G. A. (2004). Convergence of depth from texture and depth from disparity in macaque inferior temporal cortex. *The Journal of Neuroscience, 24*(15), 3795.

Long, N. R. (1982). Transfer of learning in transformed random-dot stereostimuli. *Perception, 11*(4), 409–414.

Lu, Z. L., Hua, T., Huang, C. B., Zhou, Y., & Dosher, B. A. (2011). Visual perceptual learning. *Neurobiology of Learning and Memory, 95*(2), 145–151.

Manning, M. L., Finlay, D. C., Neill, R. A., & Frost, B. G. (1987). Detection threshold differences to crossed and uncrossed disparities. *Vision Research, 27*, 1683–1686.

Marr, D. (1982). *Vision*. San Francisco: Freeman.

Maruko, I., Zhang, B., Tao, X., Tong, J., Smith, E. L., & Chino, Y. M. (2008). Postnatal development of disparity sensitivity in visual area 2 (V2) of macaque monkeys. *Journal of Neurophysiology, 100*(5), 2486–2495.

Mazziotti, R., Baroncelli, L., Ceglia, N., Chelini, G., Sala, G. D., Magnan, C., . . . Pizzorusso, T. (2017). Mir-132/212 is required for maturation of binocular matching of orientation preference and depth perception. *Nature Communication, 8*, 15488.

McKee, S. P., Levi, D. M., & Movshon, J. A. (2003). The pattern of visual deficits in amblyopia. *Journal of Vision, 3*(5), 380–405.

Mendola, J. D., Dale, A. M., Fischl, B., Liu, A. K., & Tootell, R. B. H. (1999). The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience, 19*, 8560–8572.

Murata, A., Gallese, V., Luppino, G., Kaseda, M., & Sakata, H. (2000). Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *Journal of Neurophysiology, 83*, 2580–2601.

Neri, P., Bridge, H., & Heeger, D. J. (2004). Stereoscopic processing of absolute and relative disparity in human visual cortex. *Journal of Neurophysiology, 92*(3), 1880–1891.

Neri, P., Parker, A. J., & Blakemore, C. (1999). Probing the human stereoscopic system with reverse correlation. *Nature, 401*, 695–698.

Nguyenkim, J. D., & DeAngelis, G. C. (2003). Disparity-based coding of three-dimensional surface orientation by macaque middle temporal neurons. *The Journal of Neuroscience, 23*(18), 7117–7128.

Nienborg, H., & Cumming, B. G. (2006). Macaque V2 neurons, but not V1 neurons, show choice-related activity. *The Journal of Neuroscience, 26*(37), 9567–9578.

Nikara, T., Bishop, P. O., & Pettigrew, J. D. (1968). Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of rinocular single units in cat striate cortex. *Experimental Brain Research, 6*(4), 353–372.

Nongpiur, M. E. & Sharma, P. (2010). Horizontal Lang two-pencil test as a screening test for stereopsis and

binocularity. *Indian Journal of Ophthalmology, 58*(4), 287–290.

O'Toole, A. J., & Kersten, D. J. (1992). Learning to see random-dot stereograms. *Perception, 21*(2), 227-243.

Ogle, K. N. (1952). Disparity limits of stereopsis. *Archives of Ophthalmology, 48*(1), 50–60.

Ogle, K. N. (1958). Note on stereoscopic acuity and observation distance. *Journal of the optical society of America, 48*, 794–798.

Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., & Freeman, R. D. (1990). Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: Neurons ideally suited as disparity detectors. *Science, 249*(4972), 1037–1041.

Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., & Freeman, R. D. (1997). Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology, 75*(5), 2879–2909.

Orban, G. A. (2011). The extraction of 3D shape in the visual system of human and nonhuman primates. *Annual Review of Neuroscience, 34*(1), 361–388.

Panum, P. L. (1940). *Physiological investigations concerning vision with two eyes (C. Hubscher, Trans.)*. Hanover, NH: Dartmouth Eye Institute.

Patterson, R. & Fox, R. (1984). The effect of testing method on stereoanomaly. *Vision Research, 24*(5), 403–408.

Poggio, G. F., & Fischer, B. (1977). Binocular interaction and depth sensitivity in striate and prestriate cortex of behaving rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology, 40*(6), 1392–1405.

Poggio, G. F., Motter, B. C., Squatrito, S., & Trotter, Y. (1985). Responses of neurons in visual cortex (V1 and V2) of the alert macaque to dynamic random-dot stereograms. *Vision Research, 25*(3), 397–406.

Poggio, G. F., Gonzalez, F., & Krause, F. (1988). Stereoscopic mechanisms in monkey visual cortex: Binocular correlation and disparity selectivity. *The Journal of Neuroscience, 8*(12), 4531–4550.

Portela-Camino, J. A., Martín-González, S., Ruiz-Alcocer, J., Illarramendi-Mendicute, I., & Garrido-Mercado, R. (2018). A random dot computer video game improves stereopsis. *Optometry and Vision Science, 95*, 523–535.

Ramachandran, V. S. (1976). Learning-like phenomena in stereopsis. *Nature, 262*(5567), 382–384.

Ramachandran, V. S., & Braddick, O. (1973). Orientation-specific learning in stereopsis. *Perception, 2*(3), 371–376.

Richards, W. (1970). Stereopsis and stereoblindness. *Experimental Brain Research, 10*(4), 380-388.

Richards, W. (1971). Anomalous stereoscopic depth perception. *Journal of the Optical Society of America. 61*(3), 410–414.

Rogers, B., & Graham, M. (1982). Similarities between motion parallax and stereopsis in human depth perception. *Vision Research, 22*(2), 261–270.

Romano, P. E., Romano, J. A., & Puklin, J. E. (1975). Stereoacuity development in children with normal binocular single vision. *American Journal of Ophthalmology, 79*(6), 966–971.

Roy, J. P., Komatsu, H., & Wurtz, R. H. (1992). Disparity sensitivity of neurons in monkey extrastriate area MST. *The Journal of Neuroscience, 12*(7), 2478–2492.

Sakata, H., Taira, M., Murata, A., & Mine, S. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cerebral Cortex, 5*, 429–438.

Sakata, H. (2003). The role of the parietal cortex in grasping. *Advances in Neurology, 93*, 121-139.

Sasieni, L. S. (1978). The frisby stereotest. *Optician, 176*, 7–10.

Schmitt, C., Kromeier, M., Bach, M., & Kommerell, G. (2002). Interindividual variability of learning in stereoacuity. *Graefe's Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology, 240*(9), 704–709.

Schoemann, M. D., Lochmann, M., Paulus, J., & Michelson, G. (2017). Repetitive dynamic stereo test improved processing time in young athletes. *Restorative Neurology and Neuroscience, 35*(2), 413–421.

Scholl, B., Burge, J., & Priebe, N. J. (2013). Binocular integration and disparity selectivity in mouse primary visual cortex. *Journal of Neurophysiology, 109*(12), 3013–3024.

Sereno, M. E., Trinath, T., Augath, M., & Logothetis, N. K. (2002). Three-dimensional shape representation in monkey cortex. *Neuron, 33*(4), 635–652.

Simons, K. (1981). Stereoacuity norms in young children. *Archives of Ophthalmology, 99*(3), 439–445.

Snyder, L. H., Batista, A. P., & Andersen, R. A. (1997). Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature (London), 386*(6621), 167–170.

Solimini, A. G. (2013). Are there side effects to watching 3D movies? A prospective crossover observational study on visually induced motion sickness. *PLoS ONE, 8*(2), e56160.

Sowden, P., Davies, I., Rose, D., & Kaye, M. (1996). Perceptual learning of stereoacuity. *Perception, 25*(9), 1043–1052.

Srivastava, S., Orban, G. A., De Mazière, P. A., & Janssen, P. (2009). A distinct representation of three-dimensional shape in macaque anterior intraparietal area: Fast, metric, and coarse. *The Journal of Neuroscience, 29*(34), 10613.

Taira, M., Mine, S., Georgopoulos, A. P., Murata, A., & Sakata, H. (1990). Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement. *Experimental Brain Research, 83*(1), 29–36.

Takemura, A., Inoue, Y., Kawano, K., Quaia, C., & Miles, F. A. (2001). Single-unit activity in cortical area MST associated with disparity-vergence eye movements: Evidence for population coding. *Journal of Neurophysiology, 85*(5), 2245–2266.

Tanabe, S., Umeda, K., & Fujita, I. (2004). Rejection of false matches for binocular correspondence in macaque visual cortical area V4. *The Journal of Neuroscience, 24*(37), 8170–8180.

Tanabe, S., Yasuoka, S., & Fujita, I. (2008). Disparity-energy signals in perceived stereoscopic depth. *Journal of Vision, 8*(3), 1–10.

Tanaka, H., Uka, T., Yoshiyama, K., Kato, M., & Fujita, I. (2001). Processing of shape defined by disparity in monkey inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiology, 85*(2), 735–744.

Thomas, O. M., Cumming, B. G., & Parker, A. J. (2002). A specialization for relative disparity in V2. *Nature Neuroscience, 5*(5), 472–478.

Tomac, S., & Altay, Y. (2000). Near stereoacuity: Development in preschool children; Normative values and screening for binocular vision abnormalities; A study of 115 children. *Binocular Vision Strabismus Quarterly, 15*, 221–228.

Tootell, R. B. H., & Nasr, S. (2017). Columnar segregation of magnocellular and parvocellular streams in human extrastriate cortex. *The Journal of Neuroscience, 37*(33), 8014–8032.

Tsao, D. Y., Vanduffel, W., Sasaki, Y., Fize, D., Knutsen, T. A., Mandeville, J. B., . . . Tootell, R. B. H. (2003). Stereopsis activates V3A and caudal intraparietal areas in macaques and humans. *Neuron, 39*(3), 555–568.

Tsodyks, M., & Gilbert, C. (2004). Neural networks and perceptual learning. *Nature, 431*(7010), 775–781.

Tsutsui, K. I., Jiang, M., Yara, K., Sakata, H., & Taira, M. (2001). Integration of perspective and disparity cues in surface-orientation-selective neurons of area CIP. *Journal of Neurophysiology, 86*, 2856–2867.

Uka, T., & DeAngelis, G. C. (2006). Linking neural representation to function in stereoscopic depth perception: Roles of the middle temporal area in coarse versus fine disparity discrimination. *The Journal of Neuroscience, 26*(25), 6791–6802.

Uka, T., Tanabe, S., Watanabe, M., & Fujita, I. (2005). Neural correlates of fine depth discrimination in monkey inferior temporal cortex. *The Journal of Neuroscience, 25*(46), 10796–10802.

Uka, T., Tanaka, H., Yoshiyama, K., Kato, M., & Fujita, I. (2000). Disparity selectivity of neurons in monkey inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiology, 84*(1), 120–132.

Ukai, K., & Howarth, P. A. (2008). Visual fatigue caused by viewing stereoscopic motion images: Background, theories, and observations. *Displays, 29*(2), 106–116.

Umeda, K., Tanabe, S., & Fujita, I. (2007). Representation of stereoscopic depth based on relative disparity in macaque area V4. *Journal of Neurophysiology, 98*(1), 241–252.

Verhoef, B. E., Vogels, R., & Janssen, P. (2016). Binocular depth processing in the ventral visual pathway. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 371*(1697), 20150259.

Von Der Heydt, R., Zhou, H., & Friedman, H. S. (2000). Representation of stereoscopic edges in monkey visual cortex. *Vision Research, 40*(15), 1955–1967.

Watanabe, M., Tanaka, H., Uka, T., & Fujita, I. (2002). Disparity-selective neurons in area V4 of macaque monkeys. *Journal of Neurophysiology, 87*(4), 1960–1973.

Westheimer, G. (1979). Cooperative neural processes involved in stereoscopic acuity. *Experimental Brain*

Research, 36(3), 585–597.

Wheatstone, C. (1838). On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. *Philosophical transactions - Royal Society, 53*, 371–394.

Wilcox, L. M., & Allison, R. S. (2009). Coarse-fine dichotomies in human stereopsis. *Vision Research, 49*(22), 2653–2665.

Wong, B., Woods, R., & Peli, E. (2002). Stereoacuity at distance and near. *Optometry and Vision Science, 79*(12), 771–778.

Wright, L. A., & Kelly, J. S. (1992). Stereopsis and ageing. *Eye, 6*(5), 473–476.

Xi, J., Jia, W. L., Feng, L. X., Lu, Z. L., & Huang, C. B. (2014). Perceptual learning improves stereoacuity in amblyopia. *Investigative Ophthalmology and Visual Science, 55*(4), 2384–2391.

Yamane, Y., Carlson, E. T., Bowman, K. C., Wang, Z., & Connor, C. E. (2008). A neural code for three-dimensional object shape in macaque inferotemporal cortex. *Nature Neuroscience, 11*(11), 1352–1360.

Binocular disparity: Neural mechanisms and perceptual learning

WANG Getong[1, 2]; XI Jie[1, 2]; CHEN Nihong[3, 4]; HUANG Changbing[1, 2]

([1] CAS Key Laboratory of Behavioral Science, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

([2] Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

([3] Department of Psychology, School of Social Sciences, Tsinghua University, Beijing 100084, China)

([4] IDG/McGovern Institute for Brain Research at Tsinghua University, Beijing 100084, China)

Abstract: Binocular disparity, a critical cue to stereopsis, is defined as the small horizontal displacement between the two corresponding images projected onto the retina of the two eyes. The study of binocular disparity can be dated back to the early 18th century. Recent studies on binocular disparity have advanced our understanding in two aspects. The first is using electrophysiological and brain imaging technique to investigate the functional specialization in disparity processing in the dorsal and ventral visual pathways, which reveals hierarchical and parallel processing principles in the visual system. The second is about learning-induced plasticity. Future research needs to combine brain imaging, neuromodulation and other cutting-edge techniques to investigate the neural mechanisms underlying binocular disparity, its learning effect, and the interaction between binocular disparity and other depth clues. On the application side, future research needs to optimize training paradigms (e.g., with virtual reality technique) for rehabilitation and enhancement in the binocular disparity performance.

Keywords: binocular disparity; stereopsis; neural mechanism; perceptual learning; plasticity